УДК 576.89:591.69

В. П. Шарпило, М. Д. Сонин, О. И. Лисицына

ПАРАТЕНИЧЕСКИЙ ПАРАЗИТИЗМ: РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ

Паратенічний паразитизм: поширення і закономірності проявлення. Шарпило В. П., Сонін М. Д., Лісіцина О. І. — Проаналізовано поширення паратенічного паразитизму серед паразитичних організмів — трематод, цестод, акантоцефалів, нематод, волосатиків і пентастомід. Ступінь поширення оцінювався за долею (%) рядів, родин і родів в кожному з класів, в яких паратенічний паразитизм виявлений. Розглядаються основні закономірності його проявлення. Відзначається здатність до паратенічного паразитизму у споровиків (кокцидій).
Ключові слова: паратенічний паразитизм, поширення, закономірності проявлення.

Parataenic Parasitism: its Distribution and Expression Regulatories. Sharpilo V. P., Sonin M. D., Lisitsina O. I. — The author have examined distribution of paratenic parasitism among parasitic organisms — Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda, Gordiacea and Pentastomida. Degree of distribution has been estimated on the basis of percentage of orders, families and genera where this phenomenon was registered in each class. Main trends distribution are analyzed. Ability of some sporozoa (Coccidia) to the paratenic parasitism is stated.
Key words: paratenic parasitism, distribution, regularity of manifestation.

Со времени открытия паратенического паразитизма в начале текущего столетия это явление обычно регистрировали у гельминтов. Не случайно именно в связи с этой группой паразитов формировалась и сама концепция паратенического паразитизма. Между тем данное явление давно известно также и у других групп паразитов — волосатиков и пентастомид (Dori-er, 1930; Joyeux, Baer, 1934; Филипьев, 1934 и др.),хотя не всегда оценивалось как таковое. Способность к паратеническому паразитизму этих паразитов была в дальнейшем многократно подтверждена полевыми наблюдениями и экспериментально (Poinar, 1976, 1981, 1991; Poinar, Doelman et al., 1974; Poinar, Lane et al., 1976; Blair, 1983; Ferenc, Tallevast et al., 1986 и др.). Сейчас есть все основания говорить также о возможности приложения концепции паратенического паразитизма и к споровикам (кокцидиям), имеющим гетероксенные жизненные циклы (см. Landau, Marteau et al., 1975; Mehlhorn, 1988; Desser, Hong et al., 1995 и др.). Становится таким образом все очевиднее, что паратенический паразитизм как экологическое явление имеет более широкие рамки и более обычен, чем это нередко представляется.

До сих пор, однако, всестороннего сравнительного анализа распространенности паратенического паразитизма среди паразитических организмов в целом не предпринималось, хотя в ряде работ имеются данные, позволяющие судить о частоте его встречаемости в отдельных систематических группах гельминтов (Joyeux, Baer, 1934; Рыжиков, 1954; Петроченко, 1956; Судариков, 1964, 1971; Ивашкин, 1961; Мозговой, 1963; Савинов, 1963, 1973, 1975; Мозговой, Шахматова и др., 1972; Рышавы, Баруш, 1965; Контримавичус, 1968; Barus, Rysa-vy, 1973; Шарпило, 1976; Moravec, 1984; Schmidt, 1985; Buron, Golvan, 1986; Хохлова, 1986; Аннаев, 1992; Anderson, 1992 и др.). Проведение такого анализа, между тем, представляется важным не только с теоретической, но и с практической точки зрения, т.к. паратенический паразитизм свойствен ряду групп паразитов, имеющих медицинское значение (см.ниже).

Материал и методика. В основу статьи положены данные о проявлении паратенического паразитизма в отдельных классах паразитов и в основных подчиненных им надвидовых таксонах. С этой целью просмотрено более двух тысяч публикаций (отдельных сообщений, статей, монографий и др.), касающихся изучения биологии, жизненных циклов, путей циркуляции паразитов, зараженности различных групп позвоночных и беспозвоночных животных личиночными формами и др. Использованы также результаты собственных многолетних полевых и экспериментальных исследований.

Для оценки распространенности принят такой показатель как доля (%) надвидовых таксонов (отрядов, семейств, родов), в рамках отдельных классов паразитов, в которых паратенический паразитизм достоверно установлен к настоящему времени. В результате удалось впервые количественно оценить его распространенность среди отдельных групп паразитов,

прежде всего гельминтов. При этом понятие "паратенический паразитизм" мы принимаем в широком смысле, учитывающим различные его формы. Таксономическая структура классов с незначительными изменениями принята по Yamaguti, 1971; Odening, 1974 (трематоды), Khalil, Jones, Bray, 1994 (цестоды); Amin, 1985 (Acanthocephala); Anderson, Chabaud, Willmott, 1974-1983 (нематоды позвоночных); Grasse, 1965 и др. (волосатики); Riley, 1986 (пентастомиды).

Паратенический паразитизм в отдельных классах паразитов

Класс Trematoda. У данной группы паразитов паратенический паразитизм — явление относительно редкое. Отмечено у 37,7% отрядов, в частности, у Azygiida, Didymozoida, Hemiurida, Holostomida и Plagiorchiida s.l. Доля семейств и родов, для которых характерно это явление, незначительна — соответственно 7,2% и 1,2% от общего их числа в данном классе (рис.1). Из пяти указанных отрядов паратенический паразитизм наиболее обычен у Holostomida и Hemiurida: большая часть семейств, в которых это явление зарегистрировано, принадлежат именно к этим двум отрядам. В большинстве семейств каждого из отрядов паратенический паразитизм проявляется, судя по имеющимся данным, лишь у небольшой части или только у отдельных родов. Исключение составляют, однако, сем. Alariidae и, вероятно, сем. Paragonimidae, где такие роды явно преобладают. О распространении паратенического паразитизма в отдельных родах судить пока трудно из-за недостатка данных, касающихся видов, входящих в состав этих таксонов. Однако в тех родах, где это явление установлено, оно, судя по всему, характерно для всех или, по крайней мере, для большинства видов. Это относится, в частности, к родам *Alaria, Fibricola, Pharyngostomum, Pharyngostomoides* (сем. Alariidae) и *Paragonimus* (сем. Paragonimidae).

Отмечая в целом относительную редкость рассматриваемого явления у трематод, подчеркнем, что ряду отрядов оно вообще не свойственно как таковое. В их число входят отряды Amphistomida, Notocotylida, Opistorchida, Brachylaimida, Gasterostomida, Schistosomatida и (?) Clinostomida.

Список надвидовых таксонов трематод, у которых известен паратенический паразитизм, приводится ниже.

Отряд Azygiida: сем. Azigiidae — *Azygia, Otodistomum*. **Отряд Hemiurida**: сем. Derogenidae — *Derogenes, Halipegus*; сем. Hemiuridae — *Hemiurus, Brachyphallus*; сем. Isoparorchidae — *Isoparorchis*. **Отряд Didymosoida:** сем. Didymosoidae — *Ambilopsis*(?). **Отряд Holostomida**: сем. Alariidae — *Alaria**, *Fibricola, Pharyngostomum, Pharyngostomoides*; сем. Diplostomatidae — *Conodiplostomum, Neodiplostomum*; сем. Strigeididae — *Codonocephalus, Strigea*. **Отряд Plagiorchiidae** s.l.: сем. Paragonimidae — *Paragonimus**; сем. Lepocreadiidae — *Opechona*.

Класс Cestoda. Так же как и у трематод, распространение паратенического паразитизма среди цестод ограничено. Это явление установлено только у представителей подкласса Eucestoda, у 36,7% отрядов, включая Pseudophyllidea, Proteocephalidea, Trypanorhyncha, Tetraphyllidea и Cyclophyllidea, однако у несколько большего по сравнению с трематодами числа семейств (11,3%) и родов (3,2%) (рис.1). Наиболее обычно данное явление в отряде Pseudophyllidea, где отмечено у половины семейств и в отр. Proteocephalidea с его единственным семейством. В остальных отрядах на долю таких семейств приходится не более 30%. В большинстве семейств паратенический паразитизм свойствен, как и у трематод, лишь отдельным родам. Вместе с тем в семействах Dipylidiidae и Mesocestoididae он характерен, по-видимому, для всех или большинства таксонов этого ранга. О характере проявления паратенического паразитизма у видов одного рода достаточно полных данных пока нет. Можно, тем не менее,

---

* Здесь и далее представители отмеченных родов известны как паразиты человека, выступающего в роли окончательного или паратенического хозяина.

предполагать, что в тех родах, где паратенический паразитизм отмечен, он свойствен обычно большинству или всем видам. Это относится в частности, к таким родам как *Spirometra* (сем. Diphyllobothriidae), *Diplopylidium* (сем. Dipylidiidae) и *Mesocestoides* (сем. Mesocestoididae). Экспериментально установлено, что в некоторых родах как, например, в *Diphyllobothrium* (сем. Diphyllobothriidae) способность к паратеническому паразитизму может проявляться в разной степени: быть четко выраженной у одних видов и почти полностью отсутствовать у других (Halworsen, Wissler, 1973).

Отмечая относительно редкое проявление паратенического паразитизма у цестод, подчеркнем, что это явление не свойственно подклассу Cestodaria, а из подкласса Eucestoda — отряду Caryophillidea. В остальных отрядах, кроме упомянутых, объединяющих прежде всего паразитов, развитие которых связано с морскими и особенно океаническими экосистемами, он может быть в дальнейшем и установлен. Ниже приводим список таксонов цестод, у которых паратенический паразитизм известен.

Отряд Pseudophyllidea: сем. Bothriocephalidae — *Bothriocephalus*; сем. Triaenophoridae — *Triaenophorus*; сем. Diphyllobothriidae — *Diphyllobothrium**, *Spirometra**. **Отряд Trypanorhyncha:** сем. Tentaculariidae — *Nibelinia*; сем. Tetrarhynchobothriidae — *Tetrarhynchobothrium*. **Отряд Tetraphyllidea:** сем. Phyllobothriidae — *Phyllobohrium*. **Отряд Proteocephalidea:** сем. Proteocephalidae — *Proteocephalus*. **Отряд Cyclophyllidea:** сем. Dilepidiidae — *Valipora*; сем. Dipylidiidae — *Diplopylidium*, *Joyeuxiella*; сем. Hymenolepididae — *Dicranotaenia*, *Diploposthe*, *Drepanidotaenia*, *Echinocotyle*, *Fimbriaria*, *Aploparaksis*, *Microsomacanthus*, *Sobolevicanthus*, *Tchertkovilepis*.

Класс Acanthocephala. В отличие от трематод и цестод у акантоцефал паратенический паразитизм распространен очень широко. Отмечен у 87,5% отрядов — Giganthorhynchida, Monilifomida, Oligacanthorhynchida, Echinorhynchida, Polymorphida, Gyracanthocephala, Neoechinorhynchida, более чем у половины входящих в их состав семейств (63,1%) и у трети родов (30,0%) (рис.1). В этом отношении акантоцефалы заметно выделяются среди других классов паразитов. В большинстве отрядов паратенический паразитизм свойствен всем входящим в их состав семействам и встречается у данной группы паразитов, таким образом, более равномерно, чем у трематод и цестод. Это отражается и в числе родов, характеризующихся паратеническим паразитизмом, и в их распределении по семействам. На долю таких родов в большинстве семейств приходится не менее половины их общего числа. В семействах же Fessisentidae, Polyacanthorhynchidae, Centrorhynchidae, Tenuisentidae, Oligacanthorhynchidae, Polymorphidae паратенический паразитизм свойствен всем или подавляющему числу родов. Что же касается видов, вполне определенно можно утверждать, что в рамках одного рода есть виды, у которых паратенический паразитизм выражен достаточно четко, у других — крайне слабо или вообще не выражен. Так, в роде *Macracanthorhynchus* (сем. Oligacanthorhynchidae) у видов *M. catulinus* и *M. ingens* это явление проявляется четко, в то время как у *M. hirudinaceus* оно выражено очень слабо, что установлено нами экспериментально. Это же характерно для видов рода *Acanthocephalus* (сем. Echinorhynchidae). С другой стороны, среди акантоцефал немало и таких родов, в которых паратенический паразитизм свойствен в равной степени всем видам. К их числу можно отнести роды *Arhytmorhynchus*, *Corynosoma*, *Southwellina* (сем. Polymor-phidae), *Centrorhynchus* и *Sphaerirostis* (сем. Centrorhynhidae), *Oligacanthorhyn-chus*, *Oncicola* (сем. Oligacanthorchynchidae) и многие др. Список надвидовых таксонов акантоцефалов, у которых установлен паратенический паразитизм, приводим ниже.

Отряд Gigantorhynchida: сем. Gigantorhynchidae — *Mediorhynchus*. **Отряд Moniliformida:** сем. Moniliformidae — *Moniliformis*. **Отряд Oligacanthorhynchida:** сем. Oligacanthorhynchidae — *Macracanthorhychus, Nephridiorhynchus, Oligacanthorhynchus, Oncicola, Pachysentis, Prostenorchis*. **Отряд Echinorhynchida:** сем. Echinorhynchidae — *Acanthocephalus*; сем. Fessisentidae — *Fessisentis*; сем. Polyacanthorhynchidae — *Polyacanthorhynchus*; сем. Pomphorhynchidae — *Pomphorhynchus*; сем. Rhadinorhynchidae — *Australorhynchus, Gorgorhynchus, Leptorhynchoides, Serrasentis*. **Отряд Polymorphida**: сем. Centrorhynchidae — *Centrorhynchus, Sphaerirostis*; сем. Plagiorhynchidae — *Plagiorhynchus, Lueheia, Porrorchis, Pseudolueheia, Sphaerechinorhynchus*; сем. Polymorphidae — *Andracantha, Arhythmorhynchus, Bolbosoma*, Corynosoma, Filicollis, Hexaglandula, Polymorphus, Profilicollis, Southwellina*. **Отряд Gyracanthocephala**: сем. Quadrigiridae — *Pallisentis*. **Отряд Neoechinorhynchida:** сем. Neoechinorhychidae — *Neoechinorhynchus, Octospinifer*; сем. Tenuisentidae — *Paratenuisentis, Tenuisentis*.

Класс Nematoda. Нематоды по распространению паратенического паразитизма лишь ненамного уступают акантоцефалам. Здесь установлено это явление в обоих подклассах, у 83,8% отрядов — Enoplida, Rhabditida, Strongylida, Ascaridida и Spirurida, почти у половины семейств (45,8%) и у 16,2% родов (рис.1). Отметим, что речь идет о нематодах позвоночных, т.к. нематодам беспозвоночных, за исключением мермитид, паратенический паразитизм не свойствен или, по крайней мере, пока не установлен. Из указанных отрядов данное явление более обычно в отр. Spirurida и Ascaridida, где зарегистрировано у 60% и 50% семейств соответственно. В остальных отрядах на долю таких семейств приходится не более 30%. В большинстве семейств нематод, как и у других групп гельминтов, паратенический паразитизм известен только у части родов. В то же время в сем. Dioctophymatidae, Gnathostomatidae, Camallanidae, Anisakidae, Ascarididae, Filariodidae и, вероятно, в некоторых других, все входящие в их состав роды характеризуются паратеническим паразитизмом. Достоверными данными о разной степени проявления паратенического паразитизма у видов

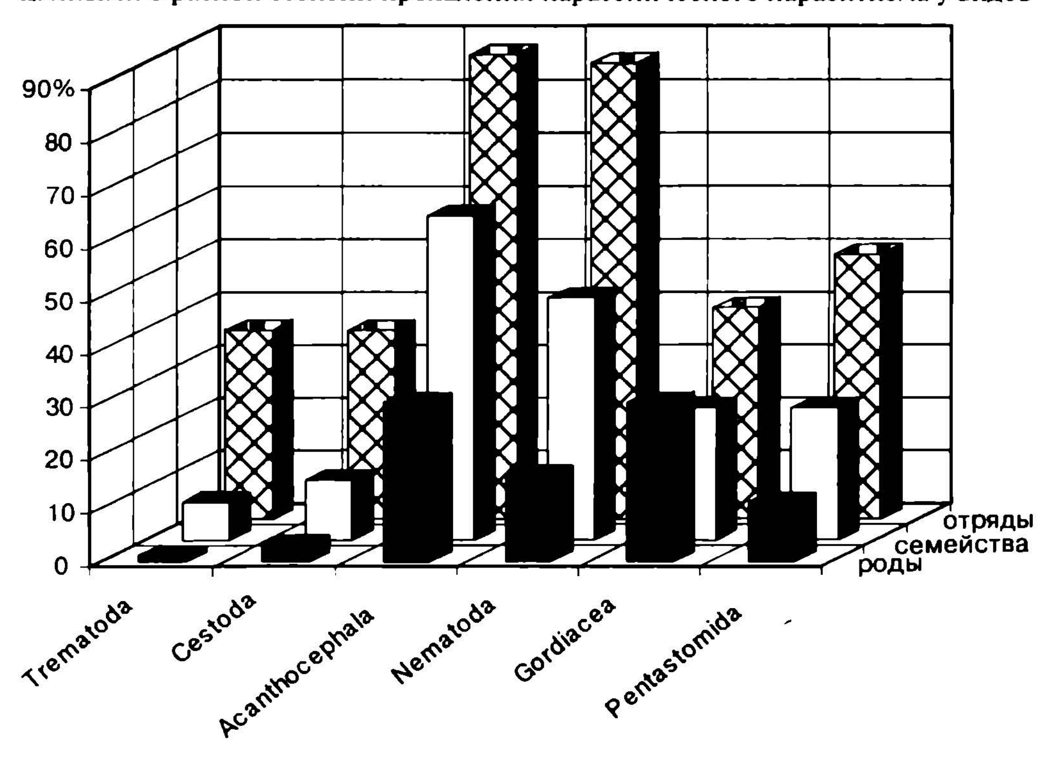


Рис.1. Паратенический паразитизм в надвидовых таксонах разных видов паразитов.

Fig.1. Paratenic parasitism in supraspecies taxa of several parasite classes.

 ISSN 0084—5604. Вестн. зоологии. 1996, №6

нематод одного рода мы не располагаем. Хотя, несомненно, это должно наблюдаться как у цестод и акантоцефалов, так и у данной группы паразитов. В большинстве же родов, судя по всему, паратенический паразитизм свойствен в равной степени всем входящим в их состав видам. Среди таких родов следует прежде всего отметить роды *Anisakis* и *Contracaecum* (сем. Anisakidae), *Toxocara* (сем. Ascarididae), *Dioctophyme*, *Eustrongylides* (сем. Dioctophymatidae), *Sobolephyme* (сем. Sobolephymatidae), *Skrjabingylus* (сем. Filaroididae), *Spirocerca* (сем. Spiruridae), *Gnathostoma* (сем. Gnathostomatidae) и др.

При достаточно широкой распространенности паратенического паразитизма среди нематод позвоночных лишь в одном из отрядов (Oxyurida) рассматриваемое явление пока достоверно не установлено. О распространенности паратенического паразитизма у нематод можно судить по приведенному ниже списку.

Подкласс Adenophorea

Отряд Dorylaimida: сем. Mermitidae — *Nanomermis*, *Pheromermis*. **Отряд Enoplida**: сем. Dioctophymatidae — *Dioctophyme**, *Eustrongylides*; сем. Soboliphymatidae — *Soboliphyme*; сем. Trichinellidae — *Trichinella**; сем. Trichuridae — *Anonchoteca*, *Capillaria*.

Подкласс Secernentea

Отряд Rhabditida: сем. Rhabdiasidae — *Entomelas*, *Pneumonema*, *Rhabdias*; сем. Strongyloididae — *Strongyloides*. **Отряд Strongylida**: сем. Ancylostomatidae — *Ancylostoma**, *Necator**, *Uncinaria*; сем. Angiostrongylidae — *Aelurostrongylus**, *Angiostrongylus*; сем. Chabertiidae — *Oesophagostomum*; сем. Crenosomatidae — *Crenosoma*, *Troglostrongylus*; сем. Dictyocaulidae — *Dictyocaulus*; сем. Filaroididae — *Filaroides*, *Oslerus*; сем. Protostrongylidae — *Elaphostrongylus*; сем. Skrjabingylidae — *Skrjabingylus*; сем. Syngamidae — *Cyathostoma*, *Stephanurus*, *Syngamus*; **Отряд Ascaridida:** сем. Anisakidae — *Anisakis**, *Thynnascaris*, *Contracaecum*, *Goezia*, *Phocanema*, *Raphidascaris*, *Terranova**; сем. Ascarididae — *Amplicaecum*, *Angusticaecum*, *Ascaris**, *Baylisascaris*, *Hexametra*, *Lagochilascaris**, *Multicaecum*, *Parascaris*, *Polydelphis*, *Porrocaecum*, *Raillitascaris*, *Toxascaris*, *Toxocara*; сем. Ascaridiidae — *Ascaridia*; сем. Cucullanidae — *Cucullanus*; сем. Heterakidae — *Heterakis*, *Strongyluris*; сем. Kathlaniidae — *Falcaustra*, *Megalobatrachonema*; сем. Quimperiidae — *Haplonema*; сем. Seuratidae — *Skrjabinelazia*; **Отряд Spirurida**: сем. Acuariidae — *Acuaria*, *Desportesius*, *Cosmocephalus*, *Paracuaria*, *Streptocara*, *Synhimantus*; сем. Aguillicolidae — *Anguillicola*; сем. Camallanidae — *Camallannus*, *Paracamallanus*, *Procamallanus*, *Serpinema*, *Spirocamallanus*; сем. Cystidicolidae — *Ascarophis*, *Cystidicoloides*; сем. Diplotriaenidae — *Dicheilonema*; сем. Dracuncullidae — *Avioserpens*, *Dracunculus**; сем. Gnathostomatidae — *Gnathostoma**, *Echinocephalus*, *Spiroxys*; сем. Gongylonematidae — *Gongylonema*; сем. Habronematidae — *Cyrnea*, *Habronema*, *Procyrnea*; сем. Philo-metridae — *Philometra*; сем. Physalopteridae — *Abbreviata*, *Physaloptera*, *Turgida*; сем. Pneu-mospiruridae — *Pneumospirura*, *Vogeloides*; сем. Rhabdochonidae — *Rhabdochona*; сем. Rictularii-dae — *Pterygodermatites*, *Rictularia*; сем. Spirocercidae — *Ascarops*, *Cyathospirura*, *Mastophorus*, *Physocephalus*, *Simondsia*, *Spirocerca*, *Vigisospirura*; сем. Spiruridae — *Spirura*; сем. Tetrameridae — *Tetrameres*.

Класс Gordiacea. В этом классе паратенический паразитизм исследован еще слабо. Обнаружен у двух из пяти отрядов — Gordiida и Chordodida, у двух (25%) семейств и у 30% родов (рис.1). О действительном его распространении судить пока трудно. Можно, однако, предположить, что и в этом классе, судя по всему, данное явление достаточно обычно и, вероятно, свойственно большинству или даже всем надвидовым таксонам, входящим в структуру данного класса. К настоящему времени оно известно у представителей следующих надвидовых таксонов: Отряд Chordodida: сем. Chordodi-dae — *Euchordodes*, *Neochordodes*, *Parachordodes*. Отряд Gordiida: сем. Gordiidae — *Gordius*, *Paragordius*.

Класс Pentastomida. У пентастомид рассматриваемое явление установлено только у отряда Porocephalida, у 25% семейств и 11% родов (рис.1). Для более точной оценки его распространенности имеющиеся данные еще недостаточны. Можно лишь предположить, что и у этой группы паразитов паратенический

паразитизм явление более обычное, чем это известно. На сегодня оно зарегистрировано у сем. Porocephalidae — *Kiricephalus* и сем. Sebekidae — *Sebekia* указанного отряда.

Класс Sporozoa. Как известно, в жизненных циклах ряда гетероксенных видов споровиков (кокцидий) участвуют хозяева, выступающие в роли трансмиссионного звена (Бейер, 1989 и др.). В них происходит накопление инвазионных стадий (спорозоитов), которые не подвергаются видимым морфологическим изменениям и развитию, хотя и могут мультиплицировать, как это, в частности, наблюдается у цестод рода *Mesocestoides* в паратенических хозяевах, или "дозревать". Исследователи, изучавшие биологию кокцидий, тем не менее обычно не связывали это с рассматриваемым явлением, хотя и здесь есть все основания говорить именно о паратеническом паразитизме (см. Landau, Marteau et al., 1975; Mehlhorn, 1988; Desser, Hong et al., 1995 и др.).

Таким образом, к настоящему времени способность к паратеническому паразитизму известна у представителей 7 классов паразитических организмов, не менее чем у 26 входящих в их состав отрядов, 80 семейств и 170 родов.

Естественно встает вопрос, насколько приведенные данные отражают действительное распространение паратенического паразитизма, учитывая, что различные группы паразитов исследованы с рассматриваемой здесь точки зрения в разной степени? Указанными классами состав таксонов этого ранга если и не исчерпывается, то, по крайней мере, достаточно полно отражается. Близки в целом к реальным и данные, касающиеся распространения паратенического паразитизма в пределах большинства классов гельминтов. Менее точны данные о паратеническом паразитизме в таких классах как волосатики и пентастомиды, где, как и у споровиков, предстоят еще дальнейшие исследования.

Достаточно уверенно можно говорить о степени распространения паратенического паразитизма в отдельных отрядах гельминтов. Тем не менее в ряде из них паратенический паразитизм, вероятно, более обычен, чем известно сейчас. Это касается прежде всего отрядов, представители которых связаны в своем развитии с морскими и океаническими экосистемами. Сведения, отражающие распространенность паратенического паразитизма в таксонах более низкого ранга — семействах и родах недостаточны. Можно предполагать, что число таких таксонов в большинстве отрядов значительно больше. Имеющиеся данные приходится, таким образом, рассматривать в целом как заниженные, отражающие современный уровень знаний.

Основные закономерности проявления паратенического паразитизма

Несмотря на то, что вероятность обнаружения паратенического паразитизма, наряду с перечисленными, и у представителей других надвидовых таксонов в рамках указанных классов, остается в целом значительной, имеющиеся данные позволяют, тем не менее, составить представление не только о широте распространенности этого явления, но и выявить наиболее общие закономерности его проявления.

Паратенический паразитизм, как сейчас уже очевидно, присущ в основном паразитам позвоночных, холоднокровных и теплокровных, и проявляется как у моно-, так и (преимущественно) гетероксенных видов. Среди паразитов же беспозвоночных достоверно установлен у мермитид и волосатиков.

Уже давно было также подмечено, что это явление обычно проявляется у паразитов, окончательными хозяевами для которых служат истинные хищники, активные зоофаги или всеядные, основу или существенную часть пищи которых чаще составляют позвоночные. Такие хозяева, как правило, трофически не связаны с промежуточными хозяевами своих облигатных паразитов или,

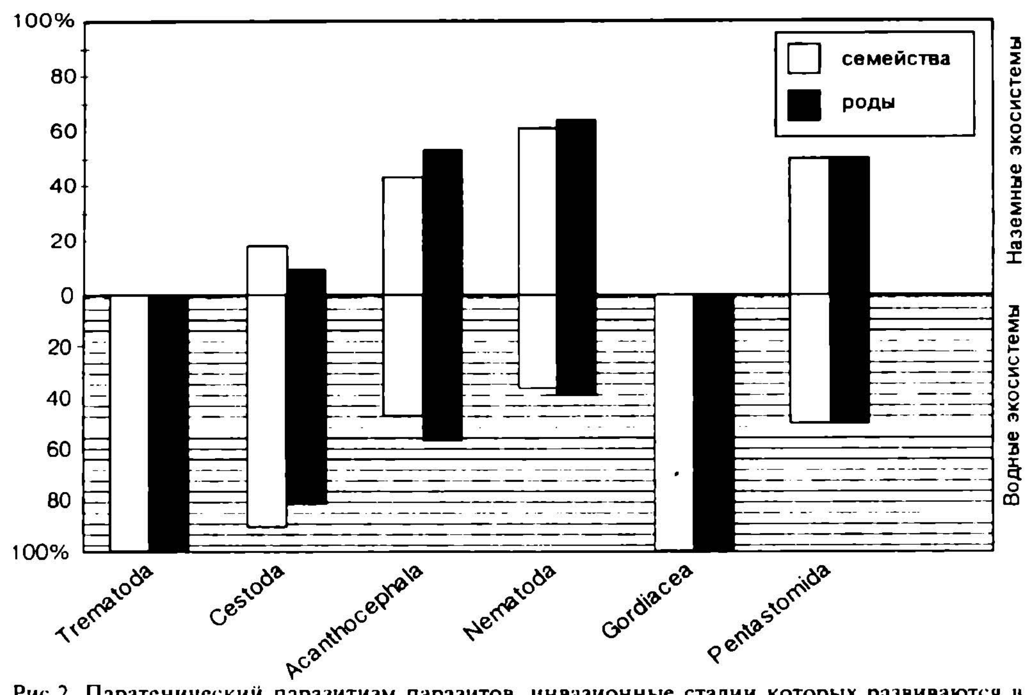


Рис.2. Паратенический паразитизм паразитов, инвазионные стадии которых развиваются в водных и наземных экосистемах.

Fig.2. Paratenic parasitism in parasites whose invasion stage development is assosiated with terrestiral or aguatic ecosystems.

по крайней мере, промежуточные хозяева не являются для них основными пищевыми объектами. Хищный образ жизни окончательного хозяина и проявление паратенического паразитизма его моноксенными паразитами также явно связаны. Причем это проявляется не только у паразитов позвоночных, но и беспозвоночных.

Что касается отдельных групп паразитов, паратенический паразитизм в целом в большей степени распространен у гельминтов, в частности, у таких классов как нематоды и, особенно, акантоцефалы. При этом по распространенности рассматриваемого явления акантоцефалы явно выделяются среди других групп гельминтов.

Паратенический паразитизм чаще регистрируется у облигатных паразитов рыб, птиц и млекопитающих, у которых к настоящему времени отмечен соответственно у 33, 20 и 33 семейств, 45, 44 и 65 родов.

Рассматриваемое явление в целом чаще проявляется у тех групп паразитов, развитие которых до инвазионной личинки происходит в водной среде (рис. 2). Следует, однако, отметить, что это обусловлено не какими-то благоприятными причинами, а просто тем, что большинство указанных классов связаны в своем происхождении и развитии именно с водной средой. К их числу принадлежат, как известно, трематоды, цестоды, акантоцефалы и волосатики. Большая же часть паразитических нематод и пентастомиды — наземные по своему происхождению.

В крупных надвидовых таксонах паразитов (классах, отрядах, семействах) распространение паратенического паразитизма носит явно выраженный неравномерный, спорадический характер. Вместе с тем в родах это явление распространено довольно равномерно. В большинстве из них способностью к паратеническому паразитизму обладают обычно все входящие в их состав виды,

хотя степень его выраженности может быть различной.

Прослеживается и такая закономерность как “склонность” к паратеническому паразитизму тех групп паразитов, которые в процессе онтогенеза осуществляют тканевую миграцию в окончательном хозяине. Это в равной степени относится и к гетеро- и моноксенным группам паразитов. В таких случаях нередко приходится сталкиваться с явлением т.н. амфиксенического паратенического паразитизма, когда, например, окончательный хозяин может одновременно выполнять роль паратенического.

Паратенический паразитизм свойствен чаще тем стадиям паразитов, которые инвазионны для окончательного хозяина. У трематод это, как правило, мезо- или метацеркарии, у цестод — цистицеркоиды, плероцеркоиды и тетратиридии, у акантоцефалов — цистаканты, у нематод — личинки третьей, второй и очень редко первой стадий, у волосатиков — препаразитические личинки, у пентастомид — инвазионные нимфы, у кокцидий — спорозоиты.

Сегодня есть уже все основания говорить о том, что паратенический паразитизм проявляется вне зависимости от уровня эволюционной продвинутости систематической группы паразитов. Создается также впечатление, что чем разнообразнее сообщество и многостороннее в нем трофические связи, тем паратенический паразитизм у входящих в его состав паразитов проявляется чаще.

Установленные закономерности позволяют со значительной долей вероятности предсказать возможность выявления данного феномена у тех групп паразитов, жизненные циклы и пути трансмиссии которых остаются еще неустановленными. На это в свое время обращал внимание В. А. Савинов (1963).

Авторы признательны В. В. Корнюшину, Н. М. Радченко, В. В. Ткачу, М. В. Юрахно, В. И. Монченко, Г. М. Двойносу, В. А. Харченко, А. Н. Пиндрусу, Е. Г. Вакаренко, благодаря которым мы имели возможность ознакомиться с рядом трудно доступных публикаций и обсудить некоторые возникающие вопросы, а также В. Я. Ичанской, Н. Я. Белик и Ю. И. Кузьмину за помощь при подготовке статьи к печати.

Аннаев Дж. Гельминты пресмыкающихся Туркменистана. — Ашхабад, 1992. — 224 с.

Бейер Т. В. Клеточная биология споровиков — возбудителей протозойных болезней животных и человека. — Л.: Наука, 1989. — 184 с.

Ивашкин В. М. К изучению резервуарного паразитизма у спирурат // Тр. ГЕЛАН СССР. — 1961. — 11. — С. 54—58.

Контримавичус В. Л. Гельминтофауна куньих и пути ее формирования. — М.: Наука, 1969. — 429 с.

Мозговой А. А. Резервуарный паразитизм у аскаридат // Тез. докл. гельминтол. конф. пед. ин-тов Центр. зоны РСФСР. — Калинин, 1963. — С. 18—19.

Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семенова М. К. О резервуарном паразитизме у аскаридат / / Пробл. паразитол.: Тр.7 науч. конф. паразитол. УССР. — Киев : Наук. думка, 1972. — Ч. 2. — С. 39—43.

Петроченко В. И. Акантоцефалы домашних и диких животных. — М.: Изд-во. АН СССР, 1956. — 1. — 435 с.

Рыжиков К. М. Резервуарный паразитизм у гельминтов // Тр. ГЕЛАН СССР. — 1954. — 7. — С. 200—214.

Рышавы Б., Баруш В. Распространение и формы резервуарного паразитизма у нематод (Nematoda) // Паразиты и паразитозы человека и животных. — Киев : Наук. думка, 1965— С. 33—43

Савинов В. А. Распространение и классификация резервуарного паразитизма у трематод и возможность прогноза его обнаружения: Тез. докл. гельминтол. конф. пед. ин-тов Центр. зоны РСФСР. — Калинин, 1963. — С. 24—27.

Савинов В. А. Резрвуарный (паратенический) паразитизм трематод // Гельминты и их хозяева. — Калинин, 1973. — Ч. 2. — С. 33-160.

Савинов В. А. Формы резервуарного (паратенического) паразитизма гельминтов, его общие особенности и эволюция // Вопр. экол. животных. — Калинин, 1975. — Ч. I, вып. 2. — С. 23–99.
Судариков В. Е. Отряд Strigeidida (La Rue,1926) Sudarikov,1959 // Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. — М.: Изд-во АН СССР, 1971. — **24**. — С. 71–272.
Судариков В. Е. Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida // Эксперим. и экол. гельминтология. — М., 1964. — (Тр. ГЕЛАН СССР; 14). — С.201–220.
Филипьев И. Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. — М.;Л.: Сельхозгиз, 1934. — 440 с.
Хохлова И. Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. — М.: Наука, 1986. — 276 с.
Шарпило В. П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. — Киев: Наук. думка, 1976. — 241 с.
Amin O. M. 4. Classification // Biology of the Acanthocephala / Eds. Crompton D. W. T., Nickol B. B. — Cambridge: Univ. Press, 1985. — P. 27–72.
Anderson R. C. Nematode parasite of vertebrates. Their development and transmission. — C. A. B. Intern.: Wallingford, Oxon, 1992. — 578 p.
Anderson R. C., Chabaud A. G., Willmott Sh. (Eds.). CIH Keys to the Nematodes parasite of vertebrates // Commonwealth Agricult. Bur., England, 1974. — 1983. — N1–10.
Barus V., Rysavy B. Forms and prevalence of reservoir habitationism in nematoda // Helminthologia. — 1973. — **14-15**, N1-4. — P. 401–420.
Blair D. Larval horsehair worms (Nematomorpha) from the tissues of native freshwater fish in New Zealand // New Zealand J. Zool. — 1983. — **10**. — P. 341–344.
Buron J., Golvan Y. J. Les Hotes des Acanthocephales. I. Les Hotes intermediaires // Ann. Parasitol. Hum. Comp. — 1986. — 61, N5. — P. 581–592.
Desser S. S., Hong H., Martin D.S. The life history, ultrastructure, and experimental transmission of Hepatozoon catebianae n.comb., apicomplexan parasite of the bulfrog, Rana catesbeiana and mosquito, Culex territans in Algonquin Park, Ontario // J. Parasitol. — 1995. — **81**, N2. — P. 212–222.
Dorier A. Recherches biologiques et systematiques sur les Gordiaces // Trav. Lab. Hydrobiol. et Piscicult. Univ. Grenoble. — 1930. — **22**. — P. 184.
Ferenc S. A., Tallevast T. L., Courtney Ch. H. Experimental infection of the brown water snake, Nerodia taxispilota, with Sebekia mississippiensis (Pentastomida) // Proc. Helminthol. Sos. Wash. — 1986. — **53**, N 2. — P. 296–297.
Grasse P.P. (Ed.). Traite de zoologie anatomie, systematique, biologie. Nemathelminthes (Nematodes/ Gordiaces/), Poriferus, Gastroteriches, Kinorhynques. — Paris: Publ. P. Grasse, 1965. — **4**, fasc.3. — 944 p.
Halvorsen O., Wissler K. Studies of helminth fauna of Norway. XXVIII: An experimental study of the ability of Diphyllobothrium latum (L.), D. dendriticum (Nitzsch), and D. ditremum (Creplin) (Cestoda, Pseudophyllidea) to infect paratenic hosts // Norw. J. Zool. — 1973. — **21**. — P. 201–210.
Joyeux Ch., Baer J. G. Les hotes d'attente dans le cycle evolutif des helminthes // Biol. Med. Paris, 1934. — **24**, N9. — P. 482–506.
Khalil L. F., Jones A., Bray R. A. (Eds.). Keys to the Cestode parasites of vertebrates. — C. A. B. Intern., — Wallingford, Oxon, 1994. — 751 p.
Landau J., Marteau M., Golvan Y., Chabaud A. G., Boulard Y. Heteroxeni ches les Coccidies intestinales de Poissons // C. R. Acad. Sc. Paris,1975. — **281**, ser. D, N22. — P. 1721–1723.
Mehlhorn H. (Ed.). Parasitology in focus. Facts and trends. — Springer-Verlag, 1988. — 924 p.
Moravec F. Obecne aspekty bionomie parazitickych hlistic (Nematoda) sladko vodnich ryb // Stud. CSAV, 1984. — **4**. — 114 p.
Odening K. Verwandtschaft, System und zyklo — ontogenetische Besonderheiten der Trematoden // Zool. Jb. Syst. — 1974. — **101**. — S.345–396.
Poinar G. O. Presence of Mermithidae (Nematoda) in invertebrate paratenic hosts // J. Parasitol. — 1976. — **62**, N 5. — P. 843–844.
Poinar G. O. Distribution of Pheromermis pachysoma (Mermithidae) determined by paratenic invertebrate hosts // J. Nematol. — 1981. — **13**, N3. — P. 421–424.
Poinar G. O. Hairworm (Nematomorpha: Gordioidea) parasites of New Zealand wetas (Orthoptera: Stenopelmatidae) // Can. J. Zool. — 1991. — **69**, N6. — P. 1592–1599.
Poinar G. O., Doelman J., Doelman J. J. A reexamination of Neochordodes occidentalis(Montg.) comb. n. (Chordodidae: Gordioidea) : larval penetration and defense reaction in Culex pipiens L. // J. Parasitol. — 1974. — **60**, N2. — P. 327–335.
Poinar G. O., Lane J. R. S., Thomas G. M. Biology and redescription of Pheromermis pachysoma (V.Linstow) n. gen. n. comb. (Nematoda: Mermithidae), a parasite of yellow jackets (Hymenoptera: Vespidae) // Nematologica. — 1976. — **22**. — P. 360–370 .

Riley J. The biology of Pentastomids // Adv. Parasitol. — 1986. — 25. — P. 45–128.
Schmidt G. D. 8. Development and life cycle // Biology of Acanthocephala /Eds. Crompton D. W. T., Nickol B. B. — Cambidge: Univ. Press, 1985. — P. 273–306.
Yamaguti S. Synopsis digenetic trematodes of vertebrates. — Tokyo: Keigaku, 1971. — 1–2. — 1074 p.

Институт зоологии НАН Украины
(252601 Киев)
Институт паразитологии РАН
(117049 Москва)

Получено 10.06.96

ЗАМЕТКИ

Сучасний стан популяції деяких рідкісних видів ссавців Поліського природного заповідника. — Заєць-біляк (*Lepus timidus* L.). Чисельність виду протягом останніх років стабільна. Проведене опитування старожилів-мисливців показало, що всього 30 років тому біляк у районі заповідника не зустрічався. Вид уникає антропогенного ландшафту. Основними стаціями виду залишаються глухі лісові масиви, хоча щорічно сліди біляків та їх самих відмічають на сільськогосподарських полях і поблизу населених пунктів. Щільність популяції невисока і, як правило, не перевищує 5—10 особин на 1000 га. Цей вид, на відміну від зайця-русака, в меншій мірі відчуває на собі прес полювання, особливо поширеного нічного браконьєрства з-під фари на полях озимини та багаторічних трав. Мисливцями майже не здобувається, за винятком поодиноких випадків відстрілу при наявності спеціально нагаяних собак. У меншій мірі біляк стає здобиччю хижаків — яструба-тетерев'ятника, лисиці, вовка. Анкетне опитування працівників лісової охорони показало, що біляк зустрічається у північних районах Житомирської і Рівненської областей поблизу кордону з Білоруссю.

Рись (*Lynx lynx* L.). Вид має надзвичайно низьку чисельність. Рись уникає антропогенно трансформованих ландшафтів, однак у деяких випадках можна констатувати факт розширення ареалу на південь. Так, у 1993 р. у Новоград-Волинському р-ні відмічені самець і самка рисі і, нажаль, самець був відстріляний. Відомий факт відлову рисі петлею в Овруцькому р-ні. В районі Поліського заповідника частіше зустрічається на території Білорусі та у північній частині ПЗ. У минулому тут відмічались випадки розмноження цього виду. Згідно даних анкетного опитування 1995 р., рись у Поліссі поширена в Поліському р-ні Київщини, Овруцькому і Олевському р-нах Житомирщини, Рокитнянському і Дубровицькому р-нах Рівненщини. Відмічались заходи виду в Емільчинський та Новоград-Волинський р-ни Житомирщини.

Видра (*Lutra lutra* L.). На території Полісся доволі звичайний вид. Чисельність в останні роки дещо знизилась, але підстав для надання статусу рідкісного виду немає. Щільність поселення виду в районі Поліського природного заповідника складає 1 особину на 6—13 км протяжності річкової мережі.

Горностай (*Mustela erminea* L.). В минулому чисельність в районі заповідника була доволі високою. Вид заселяв переважно понижені ділянки вздовж річок, навколо боліт та луків. Депресія чисельності спостерігається з кінця 80-х рр. Чисельність останніми роками стабілізувалась на рівні 1—4 особини на 1000 га. — **С. М. Жила** (Поліський природний заповідник, с. Селезівка Житомирської обл.).